No 14. **W. Henzen,** Bern. — Homoplastische und xenoplastische Experimente über die Determination der Hornbildungen des Mundbereichs bei der *Bombinatorlarve*[1]. Mit 4 Textabbildungen und 1 Tabelle.

(Zoologisches Institut der Universität Bern.)

I. Problemstellung.

Im Unterschied zu den Urodelen bilden die Kaulquappen der Anuren einen larvalen Mund mit charakteristischen Mundwerkzeugen aus, der während der Metamorphose tiefgreifend umgestaltet und in seinen äusseren Teilen vollständig wieder abgebaut wird. Einen solchen Mund bei einer jungen *Bombinator*larve zeigt die Abb. 1. Auf den wulstigen, durch einen Papillensaum eingefassten Lippen stehen in Reihen angeordnete Lippenzähnchen, die zum Abraspeln der Nahrung dienen. Vor der Mundöffnung befinden sich ausserdem zwei kräftige, durch die Rostralknorpel gestützte, schnabelartige Kieferbildungen. Nach verschiedenen früheren Arbeiten anderer Autoren hat Gutzeit (1890) die Entstehung und den Bau dieser Mundorgane eingehend untersucht und beschrieben. Sowohl die Lippenzähnchen wie auch die Kiefer sind Horngebilde. Jedes Zähnchen besteht aus einer einzigen verhornten Zelle. Periodisch wird diese abgestossen und an ihre Stelle tritt eine tütenförmig in ihre Basis eingesteckte Ersatzzelle. Unter dieser sitzen wiederum weitere Zahnzellen in immer weniger differenziertem Zustand. Sie stehen in gerader Reihe untereinander in der verdickten Sinnesschicht der Lippenepidermis und heben sich durch ihre Grösse und durch die stark vakuolisierten Kerne eindeutig von der Umgebung ab. Die Kiefer bilden sich aus entsprechenden Elementen. Hier sind die Reihen der Ersatzzellen noch deutlicher

[1] Die hier mitgeteilten Experimente bilden einen Teil des Materials zu meiner Dissertation. Die Arbeit erfolgt unter der Leitung von Herrn Prof. Baltzer, dem ich auch an dieser Stelle für sein stetes Interesse und für die wertvolle Anleitung herzlich danken möchte.

(10-20 Zellen hoch), und die einzelnen Zähnchen stehen unmittelbar nebeneinander, sodass ihre Spitzen die gezähnelte Kante des Kiefers bilden. Die Lippenzähnchen und Kiefer der *Bombinator*-larve sind also nicht homolog mit den normalen Zähnen, sodass man wohl besser von Hornstiftchen und Hornkiefern als von Zahnbildungen spricht.



Abb. 1.
Mund einer jungen Kaulquappe von *Bombinator pachypus* mit den Hornstiftchen auf den Lippen und den schnabelartigen Kiefern.

Durch ihre eindeutige Struktur und durch den rein epidermalen Bau, sowie durch ihr relativ frühes Auftreten in der Entwicklung der Larve, bieten die Hornbildungen günstige Voraussetzungen zur Untersuchung ihrer Determination. Dennoch finden sich in der Literatur nur wenige und unsichere Angaben zu dieser Frage.

Marcus (1931) und Woerdemann (1923) erhielten bei *Rana* bzw. *Bombinator* durch Transplantation von Mundektoderm des Neurulastadiums in die Bauchregion Münder mit Hornbildungen. Wie aber schon von Ströer (1933) festgestellt wird, gelangte bei diesen Transplantaten nicht reine Epidermis zur Verpflanzung, sodass die Frage der Determination aus den Befunden nicht sicher gelöst werden kann.
Aus den Experimenten verschiedener Autoren (Drehungs- und Defektversuche im präsumptiven Mundgebiet, Ersatz des präsumptiven Mundektoderms durch ortsfremdes Ektoderm) geht dagegen klar hervor, dass der enge Kontakt des Mundektoderms mit dem Entoderm des Vorderdarms, wie er im spätern Neurulastadium zustande kommt, über die Form und Grösse von Mund und Mundöffnung entscheidet.

In xenoplastischen Experimenten erhielten SPEMANN und SCHOTTÉ (1932) und HOLTFRETER (1935) Fälle, in denen in der Mundregion von *Triton* ein *Rana*-Implantat Hornstiftchen ausbildete. Da aber bei dieser Operation im frühen Gastrulastadium grosse Ektodermstücke ausgetauscht worden waren, entstanden aus den Implantaten neben

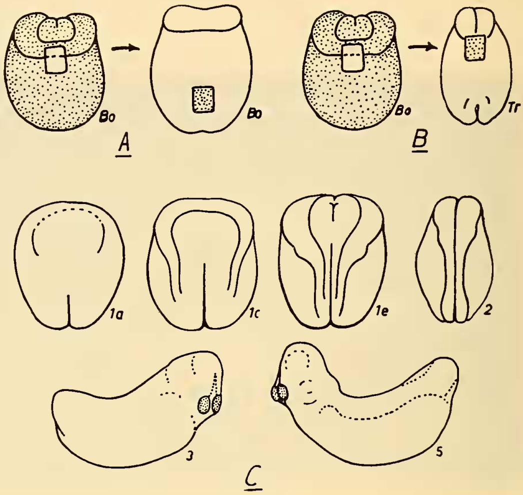


ABB. 2.

A. Die Operationsskizze zur homoplastischen Transplantation von präsumptivem Mundektoderm auf die Bauchregion bei *Bombinator* — B. Die xenoplastische Transplantation des gleichen Materials auf die Mundregion der alten Neurula von *Triton alpestris* — C. Die bei den Operationen verwendeten Bombinatorstadien. (Vgl. Tabelle 1.)

Epidermis auch Gehirn, Knorpel und Mesektoderm, sodass eine sichere Beurteilung der Determination der Hornbildungen auch hier nicht möglich ist.

Die Frage über den Zeitpunkt der Determination und über die Art der Induktion der Hornbildungen im Mundbereich der Anurenlarve bleibt also in der vorhandenen Literatur noch offen.

II. EIGENE EXPERIMENTE.

Im Rahmen verschiedener homoplastischer und xenoplastischer Experimente im Kopfbereich der Amphibien, die ich in den Jahren 1951-53 ausführte, ergeben zwei Gruppen Schlüsse über die Determination der Hornbildungen im Mund der *Bombinator*larve. Die betreffenden Operationen sind in Abb. 2 dargestellt. Neben

einer homoplastischen Transplantation von präsumptivem Mundektoderm in die Bauchregion eines gleichaltrigen Keimes bei *Bombinator pachypus* (Abb. 2 A) erfolgte eine xenoplastische Verpflanzung des gleichen Materials orthotop in die Mundregion eines älteren Keimes von *Triton alpestris* (Gläsnerstadium 18, Abb. 2 B). Der Altersunterschied bei der zweiten Operationsgruppe wurde gewählt, weil sich der *Bombinator*mund wesentlich rascher entwickelt als die entsprechende Region bei *Triton*.





a *b*

Abb. 3.

a) ein Lippenzäpfchen mit Hornstiftchen am Bauch der *Bombinator*-larve. *b)* dasselbe Zäpfchen im Schnitt (Operation A).

Die Operationen erfolgten für *Bombinator* in verschiedenen Altersstadien. Diese sind in Abb. 2 C dargestellt. Die Stadienbezeichnung bezieht sich auf eine eigene für die Experimente aufgestellte Stadienreihe. Es wurde jeweilen streng darauf geachtet, dass mit der Epidermis kein unterlagerndes Material mitverpflanzt wurde.

a) *Homoplastische Transplantation von Bombinatorektoderm aus der Mund- auf die Bauchregion.*

Die Fälle zu dieser Operation teilen sich dem Ergebnis nach in zwei Gruppen auf: die Implantate ordneten sich entweder mehr oder weniger glatt in die Bauchepidermis ein, oder sie formten ein

abgerundetes Zäpfchen mit den für den Lippenrand charakteristischen Papillen und mit Hornstiftchen (Abb. 3*a*). Im Schnitt durch ein solches Lippenzäpfchen (Abb. 3*b*) erkennt man, dass es bloss mit etwas verdichtetem Wirtsmesenchym erfüllt ist. Es steht in keiner Beziehung zu Entoderm oder zu Knorpelgewebe. Die Stiftchen, die mit ganz geringer Verspätung gegenüber denjenigen im Munde der Kontrolle erscheinen, sind ungerichtet und zerstreut über die Spitze des Lippenzäpfchens verteilt. Sie bleiben im Wachstum und in der Verhornung bald erheblich gegenüber den Mundstiftchen zurück.

Tabelle 1.

Die Fälle der Operationsgruppe A (s. Abb. 2)

Nr.	Fall Nr.	Alter Oper.	Stiftchen	Nr.	Fall Nr.	Alter Oper.	Stiftchen
1	am 1	1*a*	—	18	XC 5*b*	1*f*	+
2	am 2	1*a*	—	19	XP 2	1*f*	—
3	XG 1*b*	1*a*	—	20	XP 4	2	+
4	XG 2*b*	1*a*	—	21	ag 2	2+	—
5	XG 3*b*	1*a*	—	22	ag 3	2+	+
6	XG 4*b*	1*a*	—	23	XP 1	2+	+
7	XH 1	1*a*	—	24	al 1	3	—
8	XH 2	1*a*	—	25	al 2	3	—
9	XH 3	1*a*	—	26	al 3	3	—
10	am 3	1*b*	—	27	al 4	3	+
11	XB 3*b*	1*b*	—	28	XP 6	3	—
12	XB 4*b*	1*c*	—	29	XK 2	3+	—
13	XC 3*b*	1*d*	+	30	aq 1	5	+
14	XC 1*b*	1*e*	+	31	aq 2	5	+
15	XC 4*b*	1*e*	+	32	aq 3	5	+
16	XP 3	1*e*	+	33	aq 4	5	+
17	XP 5	1*e*	—	34	aq 5	5	+

Ordnen wir die 34 untersuchten Fälle nach dem Operationsalter, wie dies in Tabelle 1 geschehen ist, so lässt sich feststellen, dass bis zu einem mittleren Neurulastadium alle Operationen negativ verlaufen. Man kann daraus schliessen, dass erst nach diesem Stadium (1*c*, 1*d*) die Hornstiftchen soweit determiniert sind, dass sie sich auch in ortsfremder Umgebung selbständig ausdifferenzieren können. Hornkiefer bildeten sich bei dieser Operationsgruppe in keinem Falle.

b) *Xenoplastische Transplantation von* Bombinator-*Mundektoderm auf die präsumptive Mundregion von* Triton alpestris.

Zu dieser Operationsgruppe wurden 47 Fälle untersucht. Bei 17 Keimen bildeten sich in der Mundregion des *Triton*wirts Hornstiftchen aus (Abb. 4). Diese sind nun in jedem Falle auf die Mundregion des Wirts hin ausgerichtet, und sie erscheinen in Reihen wie im Spendermund. In zwei Fällen ist der ganze Mundbereich durch Implantatmaterial bedeckt, und es entstanden geschlossene Kreise von Hornstiftchen; ein Munddurchbruch kam in diesen Fällen nicht zustande. Die Orientierung der Stiftchen



Abb. 4.

Zwei Fälle mit *Bombinator*-Hornstiftchen auf *Triton*-Mundregion (Operation B).

zum Mund erfolgte auch dann gut, wenn das Implantat um 90° oder 180° gedreht eingesetzt worden war. Das schliesst die Annahme aus, dass die Stiftchen schon im Implantat durch Determination diese Anordnung gehabt haben könnten.

Vergleicht man die Ergebnisse in dieser Gruppe nach dem Alter bei der Operation, entsprechend der Tabelle 1, so findet man für den Zeitpunkt der Stiftchendetermination ähnliche Verhältnisse, mit dem Unterschied, dass die Determination schon im Stadium 1*b* erfolgen kann. Keime vom Alter 1*a* bildeten nie Stiftchen.

In 8 der 17 erwähnten Fälle entstanden im Implantat neben den Stiftchen auch Stücke der Hornkiefer. Dies erfolgte immer dann, wenn das Implantat durch mehr oder weniger tiefe Einwucherungen Kontakt mit dem Vorderdarm aufnahm oder aufzunehmen versuchte.

c) *Schlussfolgerungen.*

Von einem mittleren Neurulastadium an sind die Hornstiftchen des Mundes der *Bombinator*larve soweit determiniert, dass sie sich heterotop selbst ausdifferenzieren können (Operation A). Die Ausrichtung der Stiftchen und ihre Anordnung um den Mund ist dagegen noch abhängig von regionalen Einflüssen, die am Bauch von *Bombinator* nicht, im xenoplastischen Experiment aber in der Mundregion von *Triton alpestris* vorhanden sind (Operation B).

Die Hornstiftchen und die Hornkiefer werden wohl gleichzeitig determiniert; der Grad ist aber verschieden, da die Kiefer ohne einen weiteren regionalen Einfluss offenbar nicht selbstdifferenzierungsfähig sind. Ob diese induzierenden und ausrichtenden Einflüsse in erster Linie auf das Mundentoderm oder auf das Mesektoderm (Mandibularbogen z. B.) zurückzuführen sind, werden vielleicht die noch nicht ausgewerteten homoplastischen Versuchsreihen aus meinem Material klären können.

LITERATURVERZEICHNIS

Gutzeit, E. 1890. *Die Hornzähne der Batrachierlarven.* Zeitschr. wiss. Zool. 49, 43-70.

Holtfreter, J. 1935. *Über das Verhalten von Anurenektoderm in Urodelenkeimen.* Roux' Arch. 133, 427-494.

Marcus, E. 1931. *Entwicklungsmechanische Untersuchungen der Bildung von Mund und Schilddrüse bei den Anuren.* Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. u. Physiol. 49, 1-36.

Spemann, H. und Schotté, O. 1932. *Über xenoplastische Transplantation als Mittel zur Analyse der embryonalen Induktion.* Naturwiss. 20.

Ströer, W. F. H. 1933. *Experimentelle Untersuchungen über die Mundentwicklung bei den Urodelen.* Roux' Arch. 130, 131-186.

Woerdemann, M. W. 1923. *Eenige gevallen van kunstmating verkregen verdubbeling der mondopening bij Amphibie-larven.* Nederl. Tijdschr. Geneesk. 66.